

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК им. В. И. ЛЕНИНА

ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА им. Н. И. ВАВИЛОВА

С. Н. ДРОЗДОВ  
кандидат биологических наук

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ  
ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР К ЗАМОРОЗКАМ**

(03.101 — физиология растений)

**Автореферат**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Петрозаводск 1971

Л 8791  
ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК им. В. И. ЛЕНИНА

ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА им. Н. И. ВАВИЛОВА

С. Н. ДРОЗДОВ

кандидат биологических наук

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ  
ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР К ЗАМОРОЗКАМ

(03.101 — физиология растений)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Петрозаводск 1971



75869K

1973 г.

1992 г.

Работа выполнена в лаборатории физиологии и экологии растений  
Института биологии Карельского филиала АН СССР.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**В. П. Дадыкин**; доктор биологических наук, профессор **И. Н. Коновалов**;  
доктор биологических наук, профессор **Г. В. Удовенко**.

Ведущее учреждение — Институт физиологии растений им. К. А. Ти-  
мирязева АН СССР.

Автореферат разослан . . . . . 1971 г.

Защита диссертации состоится . . . . . 1971 г.  
на заседании Ученого Совета Всесоюзного ордена Ленина научно-иссле-  
довательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова.

Отзывы и замечания на автореферат просим направлять по адресу:  
Ленинград, Центр, ул. Герцена, 44, секретарю Ученого совета.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

75869K



Заморозки — понижение температуры приземного слоя воздуха ниже нуля градусов в теплое время года — возможны на всей территории Советского Союза, но особенно часто они бывают на севере и северо-восточной его части (Гольцберг, 1961).

Время наступления и прекращения опасных для сельскохозяйственных культур заморозков и частота их повторяемости зависят от географического местоположения, рельефа местности, наличия водоемов и ряда других условий.

Вопросы, связанные с организацией борьбы с заморозками, решаются в настоящее время в широких масштабах. Вскрыта природа различных типов заморозков, организован прогноз, разработан ряд методов борьбы (Берлянд, Красиков, 1960). Но, несмотря на имеющиеся успехи, сельское хозяйство продолжает нести потери от заморозков, и это в значительной мере объясняется определенной недооценкой их роли в формировании урожая, особенно полевых культур. Учет потерь урожая от заморозков проводится только при повреждении растений, когда вопрос встает о списании посевов. Практически полностью не учитывается, да почти и не изучено влияние заморозков, не оставляющих внешне видимых повреждений или незначительно повреждающих растения. В результате этого в хозяйствах не уделяется должного внимания как вопросам уточнения общего прогноза Бюро погоды, так и разработке мероприятий по защите растений от заморозков с учетом местных условий.

Для защиты от заморозков полевых культур, учитывая площади, занимаемые ими, нереально планировать в широких масштабах активные методы, а поэтому основное внимание должно быть уделено методам агrobiологическим. Из них важнейшими являются: подбор и выведение более устойчивых форм, разработка приемов возделывания, направленных на смягчение отрицательного влияния заморозка и повышение устойчивости растений.



В свою очередь повышение эффективности агробиологических методов защиты растений от заморозков во многом зависит от решения ряда физиологических вопросов, таких как выяснение механизмов устойчивости растений к заморозкам и повреждающего их действия, влияния охлаждения в зависимости от генотипа, фазы развития растений, условий внешней среды и многих других.

В научной литературе влиянию отрицательной температуры на растения посвящено значительное количество работ, которые обобщены в ряде фундаментальных монографий (Максимов, 1913, 1929; Туманов, 1940, 1951; Левитт, 1941, 1956; Васильев, 1947; Сергеев, 1953; Тюрина, 1957; Проценко, 1958; Белкин, 1964; Генкель, Окнина, 1964; Сулейманов, 1964; Библь, 1965; Соловьева, 1968). В них дается подробный исторический обзор с описанием современного состояния исследований, что позволяет подробно не останавливаться на этом вопросе.

Однако следует отметить, что подавляющее большинство работ посвящено изучению морозостойкости зимующих растений, находящихся в состоянии покоя и подвергающихся длительному воздействию отрицательных температур. Действию же заморозков растения подвергаются в период активного роста, и в ряде случаев совершенно не подготовленные к ним.

Из многочисленных известных в литературе, но чаще всего эпизодических исследований о влиянии заморозков на растения, необходимо отметить как основополагающие работы Г. Т. Селянинова (1930), В. Н. Степанова (1946), А. Ф. Чудновского (1949), М. М. Тюриной (1957).

Несмотря на значительное количество работ, посвященных проблеме устойчивости растений к заморозкам, многие вопросы далеко не выяснены.

Одним из основных препятствий в решении этой проблемы являются трудности проведения исследований по изучению влияния заморозков на растения в полевых условиях, где изучаемый фактор не поддается регулированию. Последнее побудило исследователей пойти по пути создания искусственных заморозков (Рейн, 1909; Ржавитин, 1936; Иванов, 1939; Тюрина, 1957), но методика их проведения, к сожалению, до последнего времени недостаточно отработана.

По данным Агроклиматического справочника по Карельской АССР (1959), на территории республики заморозки

возможны на протяжении всего вегетационного периода и почти ежегодно наносят ущерб сельскому хозяйству. В связи с этим постановка эколого-физиологических исследований устойчивости полевых культур к заморозкам в Карелии необходима не только с точки зрения теоретической важности вопроса, но и практических задач растениеводства.

Основные задачи исследования:

1. Разработка методики проведения искусственных заморозков и выяснение причин, влияющих на степень повреждения растений.

2. Изучение сравнительной заморозкоустойчивости некоторых возделываемых в Карелии полевых культур, главным образом многолетних трав и картофеля, в зависимости от фазы их развития и температурных условий внешней среды.

3. Выяснение влияния заморозков различной интенсивности, приводящих к льдообразованию в тканях растений или их переохлаждению, на урожай ряда полевых культур.

4. Изучение влияния указанных заморозков и закалывания холодом на некоторые физиологические процессы у растений с целью выяснения возможных путей повышения их устойчивости.

5. Изучение влияния минеральных удобрений и pH среды в зоне корней на заморозкоустойчивость ботвы картофеля.

В ходе выполнения темы много внимания и времени было уделено разработке и изготовлению холодильных установок для создания искусственных заморозков.

В проведении данной работы принимали участие сотрудники лаборатории физиологии и экологии растений Института биологии Карельского филиала Академии наук СССР (З. Ф. Сычева, А. А. Комулайнен, Н. П. Будыкина, Н. И. Балагурова, Н. П. Холопцева, Р. И. Волкова, В. А. Васюкова, Л. А. Кучко, З. А. Быстрова, О. М. Федотова, Л. Н. Амосова, В. П. Дмитриев) и группа инженеров (В. К. Курец, Н. И. Хилков, А. А. Нюппиев). Анатомо-морфологические исследования органов цветка яровой пшеницы проведены Л. Р. Петровой. Всем товарищам по совместной работе автор выражает свою искреннюю благодарность.



## Глава I. Объекты и методы исследования

Исследования по изучению влияния заморозков на полевые культуры проводились с 1958 по 1971 год. В качестве объектов были взяты: пшеница яровая (*Triticum aestivum* L.) сорт Дамант; овес посевной (*Avena sativa* L.) сорт Золотой дождь; рапс яровой (*Brassica napus* L., var *oleifera annua*); рапс озимый (*Brassica napus* L., var *oleifera biennus*); редька масличная (*Raphanus sativus* L., var *oleifera Metzg*); горчица белая (*Sinapis alba* L.); мальва мелюка (*Malva meluca Traebn*) сорт силосная; Вайда красильная (*Isatis Tinctoria* L.); донник желтый (*Melilotus officinalis* L.); свекла сахарная (*Beta vulgaris* L., var *saccharifera*); овсяница красная (*Festuca rubra* L.); лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.) сорт серебристый; тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L.) сорт Ленинградская; овсяница луговая (*Festuca pratensis Huds*) сорт Суйдинская; ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) сорт Нева; костер безостый (*Bromus inermis* Leyss) сорт Суйдинский; канареечник тростниковидный (*Digraphis arundinacea Trin*) сорт Первенец и картофель. В изучение было включено 20 сортов картофеля, проходящих в последние 5—7 лет сортоиспытание на сортоучастках Карельской АССР, 70 образцов гибридов селекции полярной опытной станции ВИРА, ЛСХИ, НИИКХ, Приекульской селекционной станции, ВИРА и 32 диких вида. Семена растений были получены из ВИРА, клубни картофеля — от селекционеров.

Исследования проводились лабораторно-вегетационным методом с проверкой результатов в полевых условиях на агробиологической станции Института биологии Карельского филиала АН СССР (г. Петрозаводск) и в совхозе им. Зайцева на осушенном болоте «Падас».

В вегетационных опытах растения выращивали в сосудах типа Митчерлиха объемом 6—16 кг почвы. В основном опыты проводили на песчаной культуре.

При моделировании заморозков адвективного типа охлаждение растений в камере велось воздухом, принудительно циркулирующим в системе: смеситель — камера. В смесителе воздух охлаждался, проходя через испарители холодильной установки. Контроль и регулирование температуры в камерах — дистанционные, с записью на ленте электронного потенциометра ЭПП-09 МЗ. Холодильные камеры обеспечивали регулирование температуры воздуха в пределах от +15 до

—8° с точностью до  $\pm 0,5^\circ$  в их рабочем объеме. Растения подвергали действию заморозка в ночное время. В опытах со льдообразованием у растений во избежание возможного переохлаждения тканей при температуре около  $-1^\circ\text{C}$  на один из листьев каждого самостоятельного побега наносили кристаллы льда в капле воды, постоянно контролируя равномерность льдообразования. Описание повреждений проводили через двое суток после заморозка. За 100% принимали полностью погибшие растения. Кроме замораживания целых растений в холодильных камерах, определяли устойчивость клеток листьев к промораживанию в термоэлектрическом микрохолодильнике типа ТЛМ-1-3 по методике Н. И. Балагуровой (1967).

Искусственное закаливание растений проводили в холодильной установке в течение 3—5 суток при температуре около  $0^\circ$  и круглосуточном освещении зеркальными лампами, при интенсивности света на уровне растений 2—3 тыс. люксов. Контрольные растения находились в аналогичных условиях, но при температуре 12—15° выше нуля.

Для исследования анатомо-морфологических изменений органов цветка под влиянием заморозков, у яровой пшеницы для анализа брали средний колосок с колоса главного побега. В колосе изучали второй цветок, как наиболее развитый. Материал фиксировали формоло-уксусной смесью с последующей проводкой через спирты и смеси и заключением в парафин. Исследования пыльцы и ее прорастание на искусственной среде проводили ускоренным методом, предложенным В. А. Поддубной-Арнольди (1938).

При изучении азотистого обмена определяли содержание общего и белкового азота, а также фракционный состав белка. Азот определяли микрометодом Кьельдаля. В основу фракционирования белков была положена методика, описанная А. И. Ермаковым и М. И. Смирновой-Иконниковой (1952). Содержание азота после сжигания фракции определяли колориметрически с реактивом Несслера. Кислоторастворимый и липоидный фосфор выделяли по методике А. В. Соколова (1940). Неорганический фосфор определяли в элюате непосредственно после извлечения по методу Труога. Разделение нуклеотидов проводили на смоле дауэкс 2×8 по системе Бартлетта (1959). Фракционирование хлорнокислой вытяжки после фиксации листьев в 0,5 Н хлорной кислоте вели по методу



И. С. Кулаева (1958). Для разделения кислоторастворимых нуклеотидов применяли ступенчатое элюирование возрастающими концентрациями элюентов.

Фотофосфорилирование циклическое и нециклическое изучали на выделенных хлоропластах, применяя в качестве среды выделения 0,5 М сахарозу в 0,01 М фосфатном буфере pH 7,3 с добавлением 0,1% ЭДТА или 0,35 М NaCl в трис — HCl буфере при pH 7,8 (Осипова, 1968).

О степени сопряженности дыхания и фосфорилирования судили по стимуляции дыхания под действием динитрофенола (Семихатова, 1967). Дыхание определяли в аппарате Варбурга при температуре 20° в течение трех часов.

Кислотность тканей определяли измерением pH водных экстрактов из листьев на потенциометре (соотношение навески к растворителю 1:10); изоэлектрическую зону водорастворимых белков — измерением на нефелометре дисперсности белковых растворов при различных значениях pH.

Показатели состояния водного режима листьев растений определяли по методике, описанной в работе М. Н. Гончарика (1960); количественное содержание пигментов, аминокислот и качественный состав углеводов исследовали хроматографическим методом (Хайс, Мацек, 1962); количественное определение углеводов — микрометодом Бертрана в модификации Ильина (1928). Для анализов использовали верхний, хорошо развитый лист растений.

Повторность каждого варианта в вегетационных и полевых опытах 6—12-кратная, а при анализах — 3—6-кратная. Цифровой материал обработан методом вариационной статистики (Рокицкий, 1962). Для определения достоверности разницы средних использован критерий Стьюдента.

## **Глава II. Влияние некоторых условий проведения искусственных заморозков на степень повреждения растений**

Наблюдения за растениями в ходе искусственного заморозка показали, что при активном перемешивании воздуха в холодильной камере (около 60 объемов/час) по мере снижения температуры количество растений, находящихся в состоянии переохлаждения, резко уменьшается, однако имеет место даже при  $-7^{\circ}$ . Состояние переохлаждения у растений более устойчиво при пониженной влажности почвы и воздуха.

Гибель растений или отдельных их частей в результате действия кратковременных заморозков происходит только при льдообразовании в тканях. При этом величина повреждения в одном заморозке зависит от температуры начала льдообразования в тканях растений. Чем ниже температура переохлаждения тканей растений, предшествующая льдообразованию, тем выше процент их повреждения от заморозка (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние температуры начала льдообразования в тканях растений и условий оттаивания после заморозка  $-2,5^{\circ}$  на величину повреждения ботвы картофеля**

Температура начала льдообразования, $^{\circ}\text{C}$	Повышение температуры воздуха в ходе оттаивания	Процент повреждения ботвы
-1,4	1—2° в час	43,5
	1,8° в мин.	53,0
-2,5	1—2° в час	69,2
	1,8° в мин.	68,4

Различия в замерзании отдельных побегов и целых растений при самопроизвольном льдообразовании в их тканях приводит к большому индивидуальному разбросу степени повреждения, особенно при искусственных заморозках.

Льдообразование в тканях растений можно частично регулировать путем применения «затравки» при заданной температуре, что достигается или путем нанесения на каждый самостоятельный побег кристаллов льда в капле воды, или опрыскиванием растений охлажденной водой.

Степень повреждения растений от льдообразования в их тканях зависит также от скорости изменения температуры в ходе замораживания и в последующий период, от продолжительности охлаждения.

Быстрое снижение температуры в ходе промораживания растений усиливает повреждающее влияние. Это, вероятно, объясняется тем, что при постепенном охлаждении лед образуется в межклеточниках, а при быстром — его образование возможно и в клетках (Красавцев, Туркевич, 1970). С другой



стороны, при медленном охлаждении возможна мобилизация внутренних ресурсов устойчивости растений (Альтергот, Бухольцев, 1970).

Быстрое оттаивание при повышении температуры воздуха со скоростью около  $1,8^{\circ}$  в минуту приводит к усилению степени повреждения по сравнению с вариантом, в котором растения размораживались со скоростью  $1-2^{\circ}$  в час.

Температурные условия последующего после заморозка периода влияют на степень повреждения растений только в том случае, если условия оттаивания были благоприятными, т. е. оттаивание проходило медленно. После быстрого оттаивания, приводящего к повреждению тканей, температурные условия последующих суток практически не сказываются.

В свою очередь влияние скорости оттаивания на величину повреждения растений зависит как от глубины промораживания, так и от температуры начала льдообразования. В тех случаях, когда растения получают необратимые повреждения вследствие продолжительности промораживания (табл. 2), или когда началу льдообразования предшествует значительное переохлаждение, температурные условия оттаивания и условия после заморозка не влияют на степень повреждения растений, так как гибель клеток наступает в ходе заморозка. В первом случае это происходит вследствие действия больших количеств внеклеточного льда, во втором — в результате образования внутриклеточного льда.

Таблица 2

**Влияние характера оттаивания при различной продолжительности промораживания на величину повреждения тканей ботвы картофеля**

Продолжительность действия минимальной температуры — $1,8^{\circ}$ в заморозке	Повышение температуры в ходе оттаивания	Процент повреждения ботвы
1 час	$1-2^{\circ}$ в час	13,5
	$1,8^{\circ}$ в минуту	24,0
4 часа	$1-2^{\circ}$ в час	67,8
	$1,8^{\circ}$ в минуту	70,4

Влияние продолжительности промораживания на величину повреждения растений зависит от интенсивности заморозка: чем меньше интенсивность, тем продолжительнее его влияние на величину повреждения. Это объясняется тем, что при меньшей интенсивности заморозка необходимо больше времени для выравнивания температуры тканей растения и окружающей среды, чему препятствует тепло, выделяемое при льдообразовании (Захарова, 1926).

Исследования, проведенные на двух видах картофеля, резко отличающихся по устойчивости к заморозкам, показали, что определение сравнительной заморозкоустойчивости растений методом прямого замораживания высечек из их листьев возможно только при использовании экспозиции не менее 20 минут и искусственном снятии переохлаждения, что исключает внутриклеточное льдообразование.

### **Глава III. Сравнительная заморозкоустойчивость растений**

#### **1. Заморозкоустойчивость некоторых видов и сортов полевых культур**

В комплексе мероприятий по защите урожая сельскохозяйственных культур от заморозков на одном из первых мест стоит подбор и введение в культуру заморозкоустойчивых урожайных форм и видов растений. Знание устойчивости видового и сортового состава растений имеет большое значение как при зональном, так и при внутрихозяйственном размещении культур с учетом микроклиматических особенностей полей.

В литературе имеются довольно многочисленные сведения о заморозкоустойчивости растений, которые обобщены в обстоятельных работах С. М. Иванова (1935), В. Н. Степанова (1948), А. И. Руденко (1950) и ряда других исследователей.

В указанных сводках приводится обширный материал, характеризующий степень повреждения растений и, в частности, полевых культур в зависимости от фазы их развития и силы заморозка. Однако имеющиеся данные довольно противоречивы, поскольку в полевых опытах определялась в большинстве случаев температура не ткани растений, а воздуха и при этом на разной высоте от почвенного покрова. Помимо этого, имеющиеся данные далеко не полно охватывают видовой состав растений, не говоря о его сортовой характеристике.



В наших опытах объектами исследования были 32 диких вида картофеля и ряд кормовых культур, менее изученных в этом отношении. Об устойчивости растений судили по степени повреждения надземных органов заморозками одинаковой силы.

Изучение устойчивости ботвы диких видов картофеля к заморозкам проводили с целью оценки возможности их использования в селекции на заморозкоустойчивость по предложению академика ВАСХНИЛ С. М. Букасова, любезно предоставившего семена исследуемых растений.

Исследования показали, что у большинства изучаемых видов картофеля ботва значительно устойчивее, чем у вида *S. tuberosum*, повреждающегося при заморозках интенсивностью  $-2^{\circ}$ . В то же время наиболее устойчивые виды картофеля (*S. acaule*, *S. ac. f. acmulans*, *S. sanetae rosae*) переносят заморозки до  $-4^{\circ}$  без внешне видимых повреждений.

Опыты с экспериментальными полиплоидами двух диких морозоустойчивых видов картофеля показали, что они, несмотря на значительные изменения анатомо-морфологических признаков, не утратили заморозкоустойчивости ботвы по сравнению с исходными формами.

Из изучаемых кормовых культур наиболее устойчивы к заморозкам многолетние злаковые травы, выдерживающие заморозки до  $-5^{\circ}$ . Из злаковых трав более устойчива овсяница красная.

В целом многолетние травы, борщевик Сосновского, окопник шершавый, гречиха Вейриха, мальва, рапс и даже редька масличная и горчица белая, согласно принятой классификации (Степанов, 1948), относятся к группе морозоустойчивых культур. В то же время заморозкоустойчивость перечисленных культур значительно различается, снижаясь к концу ряда.

В опытах по изучению сортовых различий в устойчивости растений к заморозкам было изучено около 100 сортов и гибридов картофеля. Исследования показали, что изучаемые гибриды картофеля по устойчивости ботвы к заморозкам можно разделить условно на три группы: устойчивые — ботва без видимых изменений выдерживает кратковременные заморозки интенсивностью до  $-2,8^{\circ}$ ; относительно устойчивые — ботва начинает повреждаться при  $-2,2^{\circ}$ ; неустойчивые — к этой группе относятся все изучавшиеся сорта картофеля — ботва их значительно повреждается от заморозков интенсивностью около  $-2^{\circ}$ .

Хозяйственно-биологическая оценка изучаемых гибридов картофеля показала, что ряд из них (№№ 59-628; 56-605; 24 6-552; 6-28/535; 7-606 селекции По ВИР) представляет практический интерес для сельскохозяйственного производства Карелии.

## 2. Заморозкоустойчивость органов и тканей растений

Устойчивость растения к заморозкам в целом складывается из устойчивости его отдельных органов и тканей и определяется наиболее чувствительными из них. Выяснение устойчивости различных органов и тканей растений с последующим изучением причин, определяющих ее, является одним из путей решения проблемы устойчивости. С другой стороны, это необходимо для правильной организации защиты растений от заморозков.

Наиболее полные обзоры имеющихся в литературе сведений о заморозкоустойчивости отдельных органов растений даны в работах Д. Ф. Проценко (1939), А. И. Руденко (1950), Дж. Левитта (1956), Р. Библия (1965), но по ранее указанным причинам необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

У растений наименее устойчивы к заморозкам генеративные органы. В наших опытах анатомо-морфологический анализ органов цветка показал, что наименьшая их устойчивость наблюдается в переходные фазы развития — в начале формирования одноклеточной пыльцы, спермиев в пыльце и в ранние фазы эмбриогенеза.

Из тканей андроеца более чувствительны к заморозкам тычинки и, в частности, пыльники; из тканей гинецея сильнее повреждаются клетки стенки завязи, внутреннего интегумента и нуцеллуса. Более устойчивы ткани трихомного аппарата рыльца, проводниковой ткани и наружного интегумента.

При сопоставлении устойчивости тканей листовых пластинок и черешков было установлено, что ткани черешков погибали при более низкой температуре промораживания.

Из тканей листа более стойкими являются устьичные клетки, наименее устойчивы клетки столбчатой паренхимы.



### 3. Изменение устойчивости к заморозкам надземных вегетативных органов в онтогенезе растений

По вопросу устойчивости растений к заморозкам на разных фазах развития имеются хотя и многочисленные, но довольно противоречивые данные (Яхтенфельд, 1946; Степанов, 1948). Наши исследования, проведенные на ряде культур, показали, что устойчивость растений к заморозкам изменяется по мере их развития, постепенно снижаясь к фазе цветения. Снижение устойчивости к промораживанию тканей листьев растений при этом сопровождается смещением у них рН внутриклеточной среды в кислую сторону (табл. 3).

Таблица 3

#### Изменение рН внутриклеточной среды и устойчивости к промораживанию тканей листьев картофеля по фазам развития растений

Фаза развития	рН внутриклеточной среды тканей листа и температура их гибели	
	рН	°С
Всходы	6,73	—
Начало бутонизации	6,71	—1,93
Бутонизация	—	—1,35
Цветение	6,63	—1,04
Конец цветения	6,58	—

### Глава IV. Влияние заморозков на полевые культуры

#### 1. Влияние заморозков со льдообразованием в тканях растений на некоторые физиологические процессы и урожай полевых культур

Несмотря на то, что отрицательное влияние заморозков на урожай большинства сельскохозяйственных культур не нуждается в аргументации, эти вопросы исследованы далеко недостаточно. Ясны те случаи, когда заморозок приводит к полной гибели урожая, но мало что известно о влиянии на уро-

жай легких и средних заморозков, не оставляющих внешне видимых повреждений или частично повреждающих растения. В большинстве работ авторы ограничиваются описанием степени повреждения растений заморозком, не учитывая его влияния на урожай (Селянинов, 1930; Степанов, 1946; Чудновский, 1949).

Попытки отдельных исследователей проследить в полевых условиях влияние степени повреждения надземной массы растений на их рост, развитие и урожай не дали удовлетворительных результатов, так как при таких наблюдениях отсутствуют контрольные растения, не подвергавшиеся действию заморозка (Заха, 1953; Герн, 1956; Гончарик, 1956).

К сожалению, и в тех немногих работах, выполненных в контролируемых экспериментальных условиях, авторы не указывают, в каком состоянии растения перенесли заморозок, были ли они действительно заморожены с образованием в тканях льда или были переохлаждены (Ржавитин, 1935; Иванов, 1935; Коровин с соавторами, 1968).

В целом имеющиеся литературные данные о влиянии заморозков на урожай полевых культур крайне малочисленны и не дают полной картины зависимости урожая от силы заморозка, степени повреждения растений с учетом фазы их развития, условий произрастания, видовых и сортовых особенностей. Вместе с тем именно влияние на урожай полевых культур является наиболее полным показателем их устойчивости к заморозкам — показателем, суммирующим как устойчивость растений к повреждению, так и их репарационные возможности.

В наших исследованиях изучалось влияние различных по интенсивности и времени действия заморозков на урожай яровой пшеницы, картофеля, многолетних злаковых трав и мальвы. Исследования показали, что заморозки, даже не оставляющие внешне видимых повреждений, оказывают значительное влияние на формирование урожая полевых культур. При этом эффект действия зависит как от силы заморозка, генотипа растений, так и фазы их развития. На ранних фазах развития растений легкие заморозки незначительно сказываются на конечном урожае исследуемых культур. Более сильные поздневесенние заморозки даже в том случае, когда они не оставляют значительных внешних повреждений, приводят у ряда культур к отставанию в развитии и снижению конечного урожая на 10—15%.



### Влияние заморозков на урожай картофеля сорта Приекульский ранний

Фаза развития растений в момент заморозка	Интенсивность заморозка, °С	Повреждение ботвы, %	Урожай клубней, г на одно растение			
			М	т %	Р	% к контр.
Контроль	—	—	391,0	1,9	—	100,0
Всходы	—2,0	0,0	363,0	4,2	<0,05	92,8
	—3,4	13,3	354,7	2,5	<0,001	90,5
Бутонизация	—2,0	7,5	337,0	6,1	<0,01	86,1
	—3,4	61,6	222,7	2,8	<0,001	56,9
Цветение	—2,0	0,0	356,0	2,1	<0,001	91,0
	—3,4	45,0	195,4	7,3	<0,001	49,9
Начало отмирания ботвы	—2,0	11,8	352,7	2,6	<0,001	90,2
	—3,4	54,1	347,8	3,4	<0,001	88,0

У картофеля отрицательное влияние на урожай вызывают заморозки интенсивностью около  $-2^{\circ}$  (табл. 4), у овсяницы луговой, лисохвоста лугового и мальвы силосной  $-3$ ,  $-4^{\circ}$ ; у яровой пшеницы  $-5^{\circ}$  (табл. 5), у костра безостого и тимopheевки луговой  $-6^{\circ}$  (табл. 6). Усиление степени повреждения от заморозков приводит к более сильному снижению урожая указанных видов растений.

На ранних фазах развития ежи сборной и овсяницы красной повреждение заморозками в пределах 20% приводит к увеличению урожая надземной массы за счет усиления кустистости (табл. 6).

Слабые поздневесенние заморозки, незначительно повреждающие многолетние злаковые травы в травосмеси, в ряде случаев положительно влияют на урожай и изменяют его структуру. Изменение структуры урожая травосмеси происходит вследствие снижения в нем доли одних видов, таких как овсяница луговая, лисохвост луговой, костер безостый, и увеличения урожая других — ежи сборной и овсяницы красной. Заморозки, повреждающие многолетние травы более чем на 25%, приводят к снижению урожая травосмеси.

Наибольшую опасность представляют летние заморозки, особенно в период закладки генеративных органов, когда растения обладают наименьшей устойчивостью. У культур, хозяйственно-ценный урожай которых формируется из генеративных органов, заморозки средней интенсивности в период цветения растений могут привести к полной его потере (табл. 5).

Таблица 5

### Влияние заморозков на урожай яровой пшеницы сорта Диамант

Фазы развития растений в момент заморозка	Интенсивность заморозка, °C	Урожай надземной массы, г на одно раст.				
		всего	в т. ч. зерна			
		М	М	т %	Р	% к контр.
Контроль	—	7,1	2,7	2,5	—	100,0
3-й лист	—5,4	6,8	2,6	1,7	<0,05	96,3
5-й лист	—3,4	6,8	2,4	3,9	<0,01	88,8
	—5,1	2,1	0,0			0,0
Цветение	—3,1	7,4	2,5	4,8	<0,05	92,5
	—5,2	5,6	0,0			0,0
Зеленая спелость	—5,0	5,2	0,6	2,6	<0,001	22,2
Восковая спелость	—5,0	7,8	2,4	4,6	<0,05	89,8
Полная спелость	—5,0	7,2	2,9	1,7	<0,01	107,3

Раннеосенние легкие и средние заморозки в период завершения формирования урожая холодоустойчивых культур в ряде случаев повышают его, что происходит, вероятно, за счет усиления гидролитических процессов и оттока пластических веществ в запасающие центры.

Способность растений оправляться после действия заморозка зависит как от величины полученного повреждения и уровня агрофона, так и биологических особенностей видового и сортового состава. Особенно четко биологические различия проявляются у растений, урожай которых формируется в основном из вегетативных органов, при повреждении их позднелесенними заморозками.



Таблица 6

**Влияние заморозка —6° в фазу кущения на урожай  
многолетних трав первого года жизни**

Объект	Вариант	Степень повреж- дения, %	Сырой вес надземной массы одного растения, г		
			М	Р	% к конт.
Лисохвост луговой	контр.	—	8,5	—	100
	опыт	20,0	4,0	<0,001	47
Тимофеевка луговая	контр.	—	8,7	—	100
	опыт	37,6	5,2	<0,001	59
Овсяница красная	контр.	—	2,6	—	100
	опыт	7,0	3,0	>0,05	115
Овсяница луговая	контр.	—	12,3	—	100
	опыт	55,0	6,0	<0,001	48
Костер безостый	контр.	—	15,8	—	100
	опыт	67,0	8,1	<0,001	51
Канареечник тростниковидный	контр.	—	50,1	—	100
	опыт	72,0	7,5	<0,001	15
Ежа сборная	контр.	—	13,7	—	100
	опыт	6,0	19,0	<0,001	138

Исследования показали, что снижение урожайности полевых культур под влиянием заморозков, не оставляющих внешне видимых повреждений, является результатом их альтерирующего действия на физиолого-биохимические процессы, определяющие продуктивность растений. Такие заморозки вызывают наибольшие изменения в фосфорном обмене растений, приводя к снижению содержания общего фосфора при резком уменьшении доли органического (табл. 7), и в первую очередь фракции кислоторастворимого. Последнее, вероятно, объясняется тем, что происходит снижение интенсивности процессов фосфорилирования как фотосинтетического, так и окислительного.

**Влияние заморозка —5° на содержание в листьях картофеля сорта Приекульский ранний отдельных форм фосфорных соединений (в мг  $P_2O_5$  на 1 г сухого веса)**

Вариант	Содержание фосфора				
	всего	неорганического	органического		
			всего	кислотно-раств.	спирто-раств.
Контроль	19,1	10,0	9,1	5,2	2,6
Опыт	16,1	9,4	6,7	3,6	2,1

На примере окислительного фосфорилирования с применением динитрофенола показано, что промораживание тканей нарушает сопряженность дыхания с фосфорилированием. Указанные изменения в фосфорном обмене растений свидетельствуют о нарушении энергообеспеченности тканей, что, в свою очередь, может вызвать дальнейшие патологические изменения в метаболизме растений.

Льдообразование в тканях растений, даже при обратимом повреждении, ведет к снижению их устойчивости к повторному замораживанию, что, вероятно, связано со смещением рН внутриклеточной среды в кислую сторону и приближением или вхождением ее в изоэлектрическую зону водорастворимых белков (табл. 8).

Таблица 8

**Влияние заморозков на устойчивость к последующему промораживанию и рН внутриклеточной среды тканей листьев картофеля сорта Берлихинген**

Интенсивность заморозка, °С	Устойчивость тканей листа к повторному промораживанию, °С	рН внутриклеточной среды	ИЭЗ водорастворимых белков
Контроль	—2,20	6,89	3,2—6,8
—2,0	—1,90	6,86	3,4—6,8
—4,0	—1,55	6,72	3,4—6,8



Существенные изменения происходят в азотном обмене растений. На ранних фазах развития растений заморозки, обратимо повреждающие их надземные органы, приводят к увеличению содержания водорастворимого белкового азота у всех изучаемых культур. Причем такие изменения положительно коррелируют с устойчивостью растений в этот период: чем выше устойчивость, тем больше содержание водорастворимого белкового азота в листьях в ходе заморозка. На более поздних фазах развития растений действие заморозков сопровождается снижением в их листьях всех форм белкового азота, в том числе и водорастворимого (табл. 9).

Таблица 9

**Влияние заморозка —3° на содержание водорастворимого белка в листьях картофеля сорта Прикульский ранний в зависимости от фазы его развития**

Фаза развития растений	Содержание водорастворимого белка (мг $\text{NH}_4$ на 1 г абс(сух. вещества)	
	контроль	опыт
Всходы	41,7	52,0
Бутонизация	32,7	22,6
Цветение	26,9	25,3

Значительно изменяется водный режим растений: снижается оводненность, в основном за счет содержания менее связанной воды, повышается осмотическое давление клеточного сока, резко возрастает водный дефицит и водоудерживающая способность листьев, уменьшается интенсивность транспирации.

В то же время легкие заморозки, оказывая закаливающее влияние, приводят к повышению устойчивости растений и при однократном действии не сказываются на урожае. Граница между закаливающим и повреждающим действием промораживания не постоянна и зависит от фенотипической заморозкоустойчивости растений.

## 2. Влияние кратковременного переохлаждения надземных органов растений на некоторые физиологические процессы и урожай полевых культур

При изучении действия отрицательных температур на растения исследователи встретились с явлением переохлаждения, когда при температуре ниже точки замерзания в тканях не образуется лед (Максимов, 1913; Тюрина, 1957). Большинство исследователей считает, что переохлаждение безвредно и в известных пределах является средством, предохраняющим растения от повреждающего действия замораживания (Мюллер Тургау, 1880; Левитт, 1956; Дюран, 1965). С другой стороны, имеются данные, свидетельствующие о повреждающем влиянии переохлаждения на живые организмы. Это дало основание Э. Я. Граевскому (1948) высказать предположение о том, что переохлаждение должно оказывать на холодоустойчивые растения действие, аналогичное влиянию пониженных положительных температур на теплолюбивые культуры. Мысль о повреждающем влиянии на растения наряду с льдообразованием непосредственно низкой температуры ранее была высказана и экспериментально подтверждена А. Л. Курсановым (1941). Но несмотря на значительное время, прошедшее после проведения указанных работ, вопросы влияния переохлаждения на холодоустойчивые культуры изучены далеко не полно, что, в основном, объясняется методическими трудностями их проведения.

Влияние переохлаждения на полевые культуры в наших исследованиях изучалось на картофеле, многолетних злаковых травах, овсе, рапсе яровом, мальве силосной и вайде красильной в период с 1966 по 1970 г.

Исследования показали, что в ходе заморозков, особенно при пониженной влажности воздуха, часть растений может находиться в переохлажденном состоянии без льдообразования в тканях.

Легкое переохлаждение холодоустойчивых полевых культур до определенного температурного минимума ( $-2$ ,  $-4^{\circ}$ ) вызывает повышение устойчивости растений к промораживанию и при однократном воздействии не сказывается на их урожае. Более сильное переохлаждение надземных органов растений ведет к снижению их устойчивости к повторным заморозкам и в последующем — урожая (табл. 10).



### Влияние интенсивности переохлаждения надземных органов картофеля на урожай клубней

Минимальная температура охлаждения, °С	Вес клубней, г/куст	
	$M \pm m$	P
Контроль	691,5 ± 11,4	—
—2,0	683,0 ± 13,9	>0,05
—4,5	600,2 ± 2,7	<0,001

Верхняя температурная граница охлаждения растений без льдообразования в тканях, вызывающая повреждающее действие, зависит от генотипа и его фенотипической устойчивости. Так, например, для картофеля она изменяется от —3 до —6° в зависимости от фазы развития и предшествующих заморозку условий внешней среды, для тимофеевки луговой от —6° и ниже. Повреждающий эффект, вызываемый переохлаждением, возрастает по мере увеличения времени действия (табл. 11).

Таблица 11

### Влияние продолжительности переохлаждения надземных органов овса в фазу всходов интенсивностью —4° на урожай зеленой массы

Продолжительность переохлаждения	Сырой вес надземной массы, г/сосуд		
	M	m %	P
Контроль	155,7	4,3	—
4 часа	147,5	0,3	<0,05
7 часов	134,4	6,9	<0,05

Температурная граница между закаливающим и повреждающим действием охлаждения, возможно, определяется составом и физико-химическими свойствами мембранных липидов.

Исследования влияния переохлаждения на некоторые цитофизиологические изменения в клетках листьев растений показали, что во время охлаждения растений происходит разбухание хлоропластов и торможение движения протоплазмы. У нестойких видов эти изменения возникают при более высокой температуре, чем у более стойких видов растений. Они, вероятно, являются следствием нарушения энергетического баланса клетки под влиянием переохлаждения. О нарушении энергетического баланса свидетельствует резкое уменьшение содержания органического фосфора и особенно АТФ, что является результатом разобщения процессов фосфорилирования с транспортом электронов и уменьшения их интенсивности (табл. 12).

Таблица 12

**Последствие переохлаждения ( $-4^{\circ}$ ) на интенсивность фосфорилирования у хлоропластов гороха**

Вариант	Интенсивность фосфорилирования	
	циклического	нециклического
	убыль Рн в мк М на 1 мг хлорофилла в час	
Контроль	203,0	175,0
Опыт	16,1	0,0

Снижение устойчивости растений к промораживанию после воздействия на них переохлаждения, возможно, происходит в результате смещения рН внутриклеточной среды в кислую сторону. В свою очередь, одной из причин изменения рН внутриклеточной среды может являться нарушение энергообеспеченности клеток.

Влияние переохлаждения на азотный обмен и водный режим листьев растений аналогично действию заморозка с образованием льда в их тканях. Но как и в отношении влияния на другие физиологические процессы, льдообразование усиливает действие переохлаждения, вызывая повреждающий эффект при заморозках меньшей интенсивности.



## Глава V. Влияние закаливания холодом на заморозкоустойчивость растений

Литературные данные о влиянии закаливания холодом на морозоустойчивость активно вегетирующих растений крайне малочисленны (Левитт, 1956; Тюрина, 1957) и в ряде случаев противоречивы (Фирбас, Росс, 1962; Скрипчинский, 1964). В нашей работе изучали влияние температурного режима и освещенности на заморозкоустойчивость картофеля и многолетних злаковых трав.

Исследования показали, что снижение температуры до определенного минимума в период активной вегетации растений приводит к ослаблению ростовых процессов и повышению устойчивости их тканей к заморозкам.

В экспериментальных условиях наибольшее повышение устойчивости тканей было достигнуто при непрерывном действии пониженной температуры в сочетании с освещенностью. При постоянных условиях внешней среды в период закаливания растений повышение их устойчивости к заморозкам происходит в течение 3—4 суток и возрастает на 1—4°.

Более длительное действие закаливающих температур приводит в условиях темноты к снижению достигнутой в первые трое суток устойчивости, а при круглосуточном освещении устойчивость сохраняется на достигнутом уровне.

Дальнейшее постепенное снижение температуры после 3—4-дневного закаливания ведет к повышению устойчивости растений к промораживанию. При повышении температуры окружающей среды устойчивость растений к заморозкам снижается.

В ходе закаливания в листьях растений происходит увеличение содержания моносахаров и сахарозы при одновременном снижении содержания других олигосахаров.

Изменение содержания водорастворимых белков под влиянием холодового закаливания зависит от фазы развития растений. На ранних фазах развития содержание водорастворимых белков под влиянием охлаждения увеличивается, на более поздних фазах — снижается (табл. 13).

**Влияние закаливания холодом на заморозкоустойчивость листьев растений и содержание в них водорастворимых белков**

Объект	Фаза развития	Вариант	Температура гибели тканей °C	Содержание водорастворимых белков, мг NH <sub>4</sub> на 1 г сухого вещества	
				M ± m	P
Картофель сорта Берлихинген	всходы	контр.	—2,1	24,5±0,1	—
»	цветение	опыт	—3,2	31,7±0,7	<0,001
»		контр.	—1,8	38,2±1,3	—
»	кущение	опыт	—3,0	35,6±0,5	<0,05
Канареечник тростниковидный		контр.	—3,3	30,7±0,2	—
»	трубковидные	опыт	—4,7	35,8±0,2	<0,001
»		контр.	—2,9	28,6±0,3	—
»		опыт	—4,1	21,2±0,9	<0,001

Под влиянием холодового закаливания в листьях растений резко уменьшается содержание фосфора, особенно неорганического. В то же время доля органического фосфора возрастает и главным образом за счет фракции кислоторастворимого, содержание которого у более устойчивых видов увеличивается и в абсолютном значении (табл. 14). Повышается количество АТФ, что происходит, вероятно, как в результате повышения интенсивности процессов фосфорилирования, так и вследствие уменьшения его расхода при замедлении ростовых процессов.

В ходе закаливания происходит смещение рН внутриклеточной среды в щелочную сторону с отклонением от изоэлектрической зоны водорастворимых белков (табл. 15), что ведет к повышению их устойчивости к действию коагулирующих факторов. Последнее, вероятно, и является одной из главных причин повышения устойчивости активно вегетирующих растений к заморозкам под влиянием закаливающих условий.



Таблица 14

**Влияние закаливания холодом растений на содержание  
отдельных фракций фосфора в их листьях, мг  $P_2O_5$   
на 1 г сухого вещества**

Объект	Фаза развития	Вариант	Темпе- ратура гибели тканей °C	Об- щий фос- фор	Неор- гани- че- ский фос- фор	Органический фосфор	
						всего	кислото- раство- римый
Картофель	всходы	контр.	-2,7	21,2	13,0	8,2	5,0
сорта Берли-		опыт	-3,0	14,5	6,5	8,6	4,4
хинген	цветение	контр.	-2,6	16,1	8,5	7,6	4,6
		опыт	-3,0	10,7	3,5	7,2	4,0
Тимофеевка	кущение	контр.	-4,2	17,4	11,9	5,5	0,6
луговая		опыт	-6,5	16,2	10,6	5,6	0,8

Таблица 15

**Влияние закаливания холодом на устойчивость,  
рН внутриклеточной среды и ИЭЗ водорастворимых белков**

Объект	Фаза развития	Вариант	Температу- ра гибели тканей, °C	рН вну- трикле- точной среды	Изоэлектри- ческая зона
Картофель сорта	всходы	контр.	-2,3	6,81	3,4—6,8
Берлихинген		опыт	-3,4	7,20	3,4—6,8
»	бутониза-	контр.	-2,0	6,89	3,2—6,8
	ция	опыт	-3,3	7,05	3,2—6,8
Тимофеевка	кущение	контр.	-4,4	6,46	2,6—5,6
луговая		опыт	-6,5	6,58	2,6—5,6

## Глава VI. Влияние минеральных удобрений и pH среды в зоне корней на заморозкоустойчивость ботвы и урожай картофеля

Из факторов внешней среды, активно влияющих на растения, наиболее легко поддается регулированию в производственных условиях минеральное питание с помощью внесения соответствующих удобрений. В научной литературе имеется довольно обширный, но по отдельным вопросам противоречивый материал о влиянии удобрений на заморозкоустойчивость ботвы картофеля (Прокошев, 1946; Буркин, 1955) и почти совершенно отсутствуют данные о влиянии заморозков на урожай клубней в зависимости от минерального питания и кислотности почвы.

В наших исследованиях была поставлена задача изучить влияние некоторых форм и соотношений минеральных удобрений с учетом кислотности почвы на заморозкоустойчивость ботвы и урожай картофеля.

Проведенные опыты показали, что с помощью соответствующего применения минеральных удобрений можно в значительной мере снизить отрицательное действие заморозков на урожай картофеля.

На фоне заморозков, по сравнению с благоприятными условиями выращивания, влияние удобрений на урожай клубней картофеля усложняется их действием на заморозкоустойчивость ботвы и ее отрастание после повреждения.

Устойчивость ботвы картофеля повышается при усилении калийного и натриевого питания, снижении кислотности почвы и применении микроэлементов, в частности, меди.

Влияние уровня азотного питания на устойчивость ботвы зависит от кислотности почвы: при pH почвы выше 6,0 увеличение дозы азотных удобрений приводит к повышению устойчивости, ниже 6,0 — к снижению ее, при этом устойчивость ботвы выше при использовании аммиачных форм азотных удобрений по сравнению с нитратными формами. Недостаток фосфорного питания, как и его избыток, снижает заморозкоустойчивость ботвы картофеля. Изменение устойчивости ботвы картофеля к заморозкам под влиянием pH среды и удобрений положительно коррелирует с изменением pH внутриклеточной среды тканей и не всегда коррелирует с их оводненностью, содержанием в них водорастворимых белков и ростовыми процессами.



Наивысший урожай клубней картофеля при действии заморозка достигается на высоком агрофоне и рН почвы около 6,0.

С целью возможного практического использования общих закономерностей, установленных на основании вегетационных опытов по влиянию минерального питания на заморозкоустойчивость растений, были проведены полевые опыты по изучению наиболее эффективного применения под картофель минеральных удобрений с учетом их выноса с урожаем и коэффициента использования.

Трехлетние исследования показали высокую эффективность применения под картофель минеральных удобрений в условиях Карелии на среднекультуренных суглинистых почвах, особенно при совместном внесении всех трех видов: азотных, фосфорных и калийных. В этом случае эффективность каждого килограмма удобрений в пересчете на стандартные туки возрастает более чем на 40% даже по сравнению с парным внесением. Прибавка урожая клубней картофеля на каждый килограмм действующего начала при полном внесении удобрений по 60 кг/га составляет: по азотным удобрениям — 161 кг, по фосфорным — 128 кг, по калийным — 86 кг. При этом эффективность минеральных удобрений снижается по мере повышения их дозы. Внесение удобрений выше 60—90 кг действующего начала на гектар не дает дальнейшей прибавки урожая (табл. 16).

Таблица 16

**Прибавка урожая клубней картофеля (ц/га) на суглинистых почвах от внесения минеральных удобрений**

	Среднее за 3 года		
	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
От 30 кг д. н.	+103,4	+41,35	+31,92
От последующих 30 кг д. н.	+ 35,9	+14,05	+ 5,16
От последующих 30 кг д. н.	+ 18,95	— 1,51	— 6,92

Изучение выноса картофелем (клубнями и ботвой) основных элементов питания показало, что при урожае клубней около 200 ц он составляет 78—95 кг азота, 17—20 кг фосфора и 80—90 кг калия.

Коэффициент использования минеральных удобрений в первый год внесения зависит от дозы удобрений и погодных условий. При норме внесения 60 кг д. н. коэффициент использования азотных удобрений колеблется от 59 до 100%, фосфорных — от 13,2 до 17,8%, калийных — от 69,0 до 96%.

Опыты по изучению влияния на урожай различных соотношений и доз минеральных удобрений показали, что для условий Карелии на среднеокультуренных суглинистых почвах под картофель можно рекомендовать следующие оптимальные соотношения основных элементов питания  $N:P_2O_5:K_2O = 1:0,5-1:1$ , принимая за единицу 60 кг д. н. по фону внесения извести из расчета до 1 т/га, особенно на кислых почвах и при использовании физиологически кислых удобрений.

### Заключение

На основании одиннадцатилетних исследований и анализа литературных данных показано, что в ходе заморозка растения могут находиться как в переохлажденном состоянии, так и со льдообразованием в тканях. Гибель тканей, учитывая непродолжительность действия заморозка, наступает только при льдообразовании, но и переохлаждение может вызвать альтерирующее влияние. Состояние переохлаждения особенно устойчиво при понижении влажности почвы и воздуха.

Изучение сравнительной заморозкоустойчивости ряда многолетних злаковых трав и новых для Карелии кормовых культур (борщевик Сосновского, окопник шершавый, гречиха Вейриха, мальва, рапс, горчица белая) показало, что все эти культуры, согласно классификации В. Н. Степанова (1948), относятся к группе морозоустойчивых.

Испытание заморозкоустойчивости ботвы 32 диких видов и 100 сортов и гибридов картофеля свидетельствует о перспективности использования в селекции диких морозостойких видов. Некоторые гибриды картофеля, полученные методом межвидовой гибридизации, имеют более заморозкоустойчивую ботву по сравнению с районированными сортами. Их ботва



без видимых повреждений выдерживает кратковременные заморозки до  $-2,8^{\circ}$ , в то время как ботва районированных сортов начинает повреждаться при заморозках  $-2^{\circ}$ . Применение межвидовой гибридизации особенно перспективно в сочетании с методом экспериментальной полиплоидии, позволяющим преодолеть нескрещиваемость видов и сохранить высокую заморозкоустойчивость ботвы.

Заморозкоустойчивость растений в целом складывается из устойчивости отдельных органов и тканей и определяется наиболее чувствительными из них. У растений наименьшей устойчивостью обладают генеративные органы, из них — пыльники. Из тканей гинецея сильнее повреждаются стенки завязи, внутреннего интегумента и нуцеллуса. Более устойчивы к промораживанию трихомный аппарат рыльца, проводниковая ткань и наружный интегумент. Из тканей листа менее устойчивы паренхимные клетки.

Устойчивость растений изменяется в процессе их развития, постепенно снижаясь. Наименьшая устойчивость органов цветка наблюдается в переходные фазы развития — начало формирования одноклеточной пыльцы, формирование спермиев в пыльце и ранние фазы эмбриогенеза.

Заморозки, даже не оставляющие внешне видимых повреждений, оказывают значительное влияние на урожай полевых культур. При этом эффект действия зависит от ряда факторов: силы заморозка, генотипа растений, фазы их развития и условий внешней среды.

На ранних фазах развития растений легкие заморозки порядка до  $-2^{\circ}$  практически не влияют на урожай холодоустойчивых полевых культур. Более сильные поздневесенние заморозки, даже в том случае, когда они не оставляют заметных внешних повреждений, приводят у ряда культур к отставанию в развитии и на 10—15% снижают конечный урожай. Наиболее опасны летние заморозки, особенно в период закладки генеративных органов, когда растения обладают наименьшей устойчивостью и времени для их отрастания после повреждения нет. У культур, хозяйственно-ценный урожай которых формируется из генеративных органов, даже легкие и средние заморозки в период цветения могут привести к полной его потере.

Раннеосенние легкие заморозки, действующие в период завершения формирования урожая у холодостойких культур,

в ряде случаев приводят к его повышению за счет усиления гидролитических процессов и оттока пластических веществ в запасающие органы.

На заморозкоустойчивость растений значительное влияние оказывают условия окружающей среды. При этом степень изменения устойчивости определяется генотипом и совокупностью действия факторов внешней среды. Влияние генотипа, вероятно, определяется набором изоферментов, обеспечивающих возможность прохождения жизненно-важных процессов в определенных условиях внешней среды. В свою очередь, закаливающие условия обеспечивают проявление потенциально возможной устойчивости растений в результате индуцирования синтеза изоферментов или соответствующих изменений их активности, что естественно сказывается на обмене веществ.

Снижение температуры воздуха в период активной вегетации растений приводит к ослаблению ростовых процессов у полевых культур и повышению устойчивости их тканей к промораживанию. Наибольший закаливающий эффект достигается при непрерывном действии пониженной температуры в сочетании с освещенностью в течение 3—4 суток и составляет 1—4°. При повышении температуры окружающей среды устойчивость растений к заморозкам снижается.

В ходе закаливания в листьях растений происходит увеличение содержания моносахаров и сахарозы при одновременном снижении содержания других олигосахаров. Изменяется содержание водорастворимых белков, причем на ранних фазах развития растений их количество в листьях под влиянием пониженных температур увеличивается, на более поздних — снижается. Резко уменьшается содержание фосфора, особенно неорганического. Последнее, вероятно, является результатом влияния пониженных температур на поступление фосфора в растения и усиления процессов фосфорилирования. Вместе с тем наблюдается увеличение доли органического фосфора и, главным образом, во фракции кислоторастворимого, содержание которого у более устойчивых видов возрастает и в абсолютном значении. Увеличивается содержание АТФ, что происходит, по-видимому, как в результате повышения интенсивности процессов фосфорилирования, так и за счет уменьшения его расхода при замедлении ростовых процессов. Под влиянием закаливания происходит смещение рН внутри-



клеточной среды в щелочную сторону и отклонение ее от изоэлектрической зоны клеточных белков. Эти изменения ведут к повышению устойчивости белков к действию коагулирующих факторов. Последнее, вероятно, и является одной из ведущих причин повышения устойчивости активно вегетирующих растений к заморозкам под влиянием закаливающих условий.

Дальнейшее снижение температуры приводит к усилению указанных физиолого-биохимических процессов и повышению устойчивости растений к заморозкам, но после достижения определенной температуры влияние ее на устойчивость растений меняется.

Охлаждение тканей растений ниже определенного уровня ведет к снижению их устойчивости к промораживанию и в последующем — урожаю. Однако температурная граница переохлаждения, вызывающая повреждающий эффект, не постоянна и зависит от генотипа и его фенотипической устойчивости. Повреждающий эффект возрастает по мере увеличения продолжительности переохлаждения. Указанное охлаждение растений приводит к снижению интенсивности процессов фосфорилирования, что, возможно, является результатом нарушения их сопряженности с транспортом электронов. Последнее показано на примере влияния переохлаждения на сопряженность процессов дыхания с окислительным фосфорилированием. В листьях растений уменьшается содержание органического фосфора и, в частности, АТФ, что свидетельствует о нарушении энергетического баланса клеток. В то же время наблюдается повышение внутриклеточной кислотности тканей и приближение или вхождение ее в изоэлектрическую зону водорастворимых белков, что приводит к уменьшению их устойчивости к действию коагулирующих факторов. Этим, возможно, и объясняется снижение устойчивости растений к повторному промораживанию.

Предполагается, что устойчивость к повреждающему действию температуры зависит от состава мембранных липидов, что в свою очередь и определяет первичность повреждения процессов фосфорилирования, локализованных в мембранах, основной составляющей частью которых являются липиды. Между тем, состав липидов и их физико-химические свойства во многом зависят от температуры окружающей среды.

Под влиянием переохлаждения в листьях растений снижается содержание общего и, особенно, белкового азота. В то

же время действие заморозков, обратимо повреждающих надземные органы растений, на содержание водорастворимого белкового азота в их листьях зависит от фазы развития. На ранних фазах развития растений такие заморозки приводят к увеличению содержания водорастворимых белков и тем значительнее, чем выше заморозкоустойчивость объекта. На более поздних фазах развития растений заморозки ведут к уменьшению в их листьях содержания водорастворимого белка. Значительно изменяется водный режим растений: снижается оводненность, в основном за счет содержания менее связанной воды, повышается осмотическое давление клеточного сока, резко возрастает водный дефицит и водоудерживающая способность листьев, уменьшается интенсивность транспирации. Ледообразование усиливает действие охлаждения, а при достижении критического уровня приводит к частичной необратимой денатурации протоплазматических коллоидов, что и ведет к отмиранию тканей.

На степень повреждения растений при ледообразовании в их тканях значительное влияние оказывает скорость и продолжительность охлаждения. В случае медленного снижения температуры в ходе заморозка его повреждающее действие на растения меньше, чем при быстром замораживании. Влияние продолжительности заморозка на повреждение растений зависит от его интенсивности: чем меньше интенсивность заморозка, тем длительнее его влияние на степень повреждения растений. Скорость оттаивания и условия внешней среды после заморозка влияют на степень повреждения растений только в случае обратимого повреждения тканей.

Изучение влияния различных форм основных видов минеральных удобрений, их доз и соотношений, а также кислотности почвы показало возможность значительного смягчения отрицательного влияния заморозков на урожай клубней картофеля при соответствующем применении удобрений.

На фоне заморозков влияние удобрений на урожай картофеля усложняется их действием на заморозкоустойчивость ботвы и характер ее отрастания после повреждения по сравнению с благоприятными условиями. Устойчивость ботвы повышается при усилении калийного и натриевого питания, снижении кислотности почвы и применении микроэлементов, в частности, меди.

Влияние уровня азотного питания на устойчивость ботвы зависит от кислотности почвы: при рН почвы выше 6,0 увели-



чение дозы азотных удобрений приводит к повышению устойчивости ботвы, ниже 6,0 — к снижению ее, при этом устойчивость ботвы выше при использовании аммиачных форм азотных удобрений по сравнению с нитратными формами. Недостаток фосфорного питания, как и его избыток, вызывает снижение заморозкоустойчивости растений картофеля.

Применение минеральных удобрений под картофель в условиях Карелии показало их высокую эффективность, особенно при совместном внесении азотных, фосфорных и калийных. Эффективность минеральных удобрений снижается по мере повышения дозы их внесения.

Оптимальным соотношением основных элементов питания в удобрениях при их внесении под картофель на среднекультуренных суглинистых почвах является:  $N : P_2O_5 : K_2O = 1 : 0,5 - 1 : 1$ .

Таким образом, проведенные исследования показали, что заморозки, даже не оставляющие видимых повреждений, оказывают значительное влияние на формирование урожая полевых культур. Применяя соответствующие агробиологические методы защиты растений от заморозков, возможно значительно снизить их отрицательное влияние. Дальнейшая разработка и повышение эффективности методов защиты сельскохозяйственных культур от заморозков во многом зависит от изученности их повреждающего действия и в целом от знания биологии растений.



### Список опубликованных работ по теме диссертации

1. К вопросу о морозоустойчивости яровых однолетних растений. — В кн.: Научная конференция по итогам работ Института биологии Карельского филиала АН СССР за 1962 год. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1963, с. 9—10.

2. Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам. — В кн.: Юбилейная научная конференция, посвященная 25-летию Петрозаводского университета (1940—1965 гг.). Тезисы докладов. Петрозаводск, 1965, с. 113—114.

3. Устойчивость растений к заморозкам и методы ее определения. — В кн.: Научная конференция Института биологии ПГУ им. О. В. Куусинена, посвященная 50-летию Советской власти. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1967, с. 3—4.

4. Заморозкоустойчивость полевых культур. — В кн.: Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докладов. Киев, 1968, с. 110—111.

5. К вопросу о влиянии заморозков на полевые культуры. — В кн.: Научная конференция биологов Карелии, посвященная 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1970, с. 5—7.

6. К вопросу об устойчивости растений к заморозкам. — Физиология и биохимия культурных растений, 1970, т. 2, вып. 4, с. 426—428.

7. Эколого-физиологическое исследование устойчивости полевых культур. Тезисы докладов 2-го Всесоюзного симпозиума по теме: «Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам». Петрозаводск, 1971, с. 7—9.

8. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. — Труды Карельского филиала АН СССР, 1960, вып. 28, с. 86—94. (В соавт. с Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, В. К. Курцом).

9. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. — Доклады АН СССР, 1961, т. 136, № 4, с. 979—981. (В соавт. с А. И. Коровиным, Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, В. К. Курцом).

10. Влияние различных форм и доз удобрений на устойчивость картофеля к поздневесенним заморозкам. — В кн.: Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. Тезисы докладов. Москва, 1961, с. 69—71. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Перминовой).

11. Влияние форм азотных удобрений при различном фосфорно-калийном фоне на урожай и устойчивость картофеля к заморозкам. — В кн.: Научная конференция по итогам работ Института биологии Карельского филиала АН СССР за 1961 год. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1962, с. 13—15. (В соавт. с Л. А. Перминовой).

12. Влияние заморозков на формирование репродуктивных органов яровой пшеницы. — Ботанический журнал, 1963, т. 48, № 8, с. 1097—1107. (В соавт. с Л. Р. Петровой).

13. Влияние заморозков на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы. — Труды Карельского филиала АН СССР, 1964, вып. 37, с. 42—51. (В соавт. с Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, З. Ф. Сычевой, Т. А. Барской, Л. А. Перминовой).



14. Влияние различных форм азотных удобрений на азотно-фосфорный обмен и устойчивость растений к пониженным температурам почвы и заморозкам. — В кн.: Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тезисы докладов, М.-Л., 1964, с. 65—66. (В соавт. с З. Ф. Сычевой).

15. Влияние форм и доз азотных, фосфорных и калийных удобрений на устойчивость к позднеосенним заморозкам. — В кн.: Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М., 1964, с. 351—355. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Перминовой).

16. К вопросу об устойчивости к заморозкам межвидовых гибридов и культурных сортов картофеля. — В кн.: Научная конференция по итогам работ Института биологии за 1963 г. Тезисы докладов, Петрозаводск, 1964, с. 27—28. (В соавт. с Т. А. Барской, И. В. Ильиной, Н. П. Будыкиной, К. А. Нюппиевой, Т. П. Упоровой).

17. К вопросу о морозоустойчивости картофеля. — В кн.: Вторая конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. Тезисы докладов, Иркутск, 1964, с. 32—33. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, Т. А. Барской, И. В. Ильиной).

18. Устойчивость картофеля против заморозков и возможные пути повышения ее с помощью минеральных удобрений. — Труды Карельского филиала АН СССР, 1964, вып. 37, с. 59—66. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Перминовой).

19. Устойчивость яровой пшеницы против заморозков. Труды Карельского филиала АН СССР, 1964, вып. 37, с. 52—58. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Перминовой).

20. Влияние форм азотных удобрений на азотно-фосфорный обмен и устойчивость растений к пониженным температурам почвы. — Агрохимия, 1965, № 4, с. 56—60. (В соавт. с З. Ф. Сычевой).

21. Зависимость устойчивости ботвы картофеля к заморозкам от уровня азотного обмена. — Физиология растений, 1965, т. 12, вып. 2, с. 325—331. (В соавт. с З. Ф. Сычевой).

22. Сравнительная заморозкоустойчивость ботвы некоторых сортов и гибридов картофеля. — В кн.: Научная конференция Института биологии, посвященная 25-летию ПГУ им. О. В. Куусинена. Тезисы докладов по итогам работы за 1964 год, Петрозаводск, 1965, с. 41—42. (В соавт. с Н. П. Будыкиной, Т. П. Упоровой).

23. Устойчивость новых для Карелии кормовых культур к весенним заморозкам. — В кн.: Новые кормово-силосные растения. Материалы 2-го Всесоюзного совещания-семинара по новым силосным растениям, Минск, 1965, с. 118—121. (В соавт. с А. А. Комулайнен).

24. Устойчивость к заморозкам новых для Карелии кормовых культур. — В кн.: Третий симпозиум по новым силосным растениям. Материалы научных сообщений. Сыктывкар, 1965, с. 33—34. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Кучко).

25. Устойчивость к заморозкам новых культур в условиях южной Карелии. — Ученые записки Петрозаводского университета им. О. В. Куусинена, 1965, т. 13, вып. 2, с.-х. науки, с. 185—189. (В соавт. с А. А. Комулайнен, М. М. Цыба, Л. А. Кучко).

26. Вегетационная камера с внешним освещением. — Сельскохозяйственная биология, 1966, т. 1, № 6, с. 920—923. (В соавт. с В. К. Курцом).

27. К вопросу об устойчивости картофеля. — Ученые записки Тартуского университета, 1966, вып. 185. Труды по физиологии и биохимии растений, 2, с. 195—203. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, И. В. Ильиной, Т. А. Барской).

28. К методике изучения заморозкоустойчивости ботвы картофеля. — Ученые записки Петрозаводского гос. университета им. О. В. Куусинена, 1966, т. 14, вып. 3, с. х, науки, с. 162—166. (В соавт. с Н. П. Будыкиной).

29. Сравнительная устойчивость к заморозкам ряда кормовых культур. — В кн.: Новые силосные растения. Материалы 3-го симпозиума по новым силосным растениям. Сыктывкар, 1966, с. 105—110. (В соавт. с А. А. Комулайнен, Л. А. Кучко, Н. П. Холопцевой).

30. Холодильная установка для получения искусственных заморозков. — В кн.: Конференция молодых биологов Карелии. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1968, с. 3—4. (В соавт. с Н. И. Хилковым).

31. Влияние заморозков на изoeлектрическую зону клеточных белков и кислотность тканей листьев картофеля. Физиология растений, 1969, т. 16, вып. 1, с. 55—60. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, В. А. Васюковой, З. А. Быстровой).

32. Влияние заморозков на структуру ценоза многолетних злаков в модельных опытах. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Материалы II Всесоюзного совещания. Тарту, 1969, с. 165—168. (В соавт. с Н. П. Холопцевой, Н. И. Хилковым).

33. Влияние калия и натрия на фосфорный обмен растений картофеля при различной температуре в зоне корней и на устойчивость ботвы к заморозкам. — В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., 1969, с. 177—184. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, З. А. Быстровой, В. А. Васюковой).

34. Влияние способа замораживания, закаливания и вирусных заболеваний на повреждение заморозками полевых культур. — В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., 1969, с. 66—74. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, Н. П. Будыкиной, Н. И. Балагуровой, Н. П. Холопцевой, Л. А. Кучко).

35. Заморозкоустойчивость картофеля. — В кн.: Наука сельскому хозяйству. Петрозаводск, 1969, с. 105—112. (В соавт. с Н. П. Будыкиной).

36. Лабораторный холодильный шкаф для изучения морозоустойчивости растений. — В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., 1969, с. 241—243. (В соавт. с В. К. Курцом, А. А. Нюппиевым, Н. И. Хилковым).

37. Эффективность применения удобрений под картофель. — В кн.: Наука сельскому хозяйству. Петрозаводск, 1969, с. 112—118. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, З. А. Быстровой, В. А. Васюковой, Е. И. Синкевич).

38. Влияние переохлаждения и льдообразования при заморозках на процессы фосфорилирования у растений. — Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 5, с. 913—918. (В соавт. с З. Ф. Сычевой, В. А. Васюковой).

39. Устойчивость к заморозкам ботвы различных сортов и гибридов картофеля. — В кн.: Результаты исследований по селекции и семеноводству картофеля. М., 1970, с. 94—100. (В соавт. с Н. П. Будыкиной).

40. Устойчивость растений к заморозкам в зависимости от кислотности тканей и некоторых электрохимических свойств клеточных белков. — Доклады АН СССР, 1970, т. 195, № 6, с. 1466—1467. (В соавт. с З. Ф. Сычевой).

41. Влияние заморозков на урожай полевых культур. — Тезисы докладов и сообщений заседания Секции агроклиматологии Совета по изучению климатических и агроклиматических ресурсов при Главном Управлении Гидрометслужбы СССР. Владивосток, 1971, с. 33—36. (В соавт. с Н. П. Будыкиной).